CLASSIFICATION ET PHYLOGÉNIE DES RHODOPHYCÉES[1]

Francis MAGNE

Laboratoire de Biologie Végétale Marine,
Université Pierre et Marie Curie
7 quai Saint-Bernard, 75230 Paris Cedex 05

RÉSUMÉ - Une nouvelle conception phylogénétique des Rhodophyceae, plus spécialement au niveau de l'ensemble des Bangiophycidae, est proposée. Elle prend en com pte essentiellement des caractères morphostructuraux du thalle et du fonctionnement des organes (cystes) qui élaborent les cellules fertiles (spores et gamètes).

Les types de thalle très nombreux et variés des Rhodophyceae peuvent être rapportés aux trois types fondamentaux de Chadefaud qui sont, dans un ordre croissant de complexité: l'archéthalle, le nématothalle et le cladothalle, l'archéthalle étant dépourvu de communications protoplasmiques. Les cystes des Rhodophyceae sont soit des eucystes, dont le contenu tout entier se résout en plusieurs cellules fertiles (eucystes polyspermes) ou en une seule (eucystes monospermes), soit des métacystes dont le contenu ne se convertit que partiellement en une seule cellule fertile.

On est conduit à rejeter la division classique des Rhodophyceae en Bangiophycidae et Florideophycidae et à proposer leur répartition en trois sous-classes. Celle, tout d'abord, des Archeorhophycidae, est caractérisée par l'absence de cystes véritables et est représentée par le seul ordres des Porphyridiales; ces algues constituent peut-être la souche des formes suivantes. Ces dernières se répartissent en deux séries qui semblent avoir évolué parallèlement et qui sont ici considérées comme deux sous-classes. La première, celle des Metarhodophycidae, est caractérisée par la présence de métacystes et réunit, selon une complexité structurale croissante, les ordres des Erythropeltidales, Rhodochaetales et Compsopogonales. La seconde, la plus abondamment représentée et la plus diversifiée, est celle des Eurhodophycidae, caractérisée par des eucystes; elle rassemble l'ordre des Bangiales et tous les ordres jusque là réunis dans la sous-classe des Florideophycidae. Parmi ces formes, les Bangiales, à eucystes polyspermes et dont le sporophyte est nématothallien alors que le gamétophyte est encore archéthallien, sont considérées comme les plus primitives. Il leur fait suite l'ensemble des Florideophycidae dont toutes les formes sont à eucystes monospermes (la nature fondamentalement eucystéenne des tétrasporocystes ayant été démontrée). Parmi ces ordres, celui des Acrochaetiales, où le thalle est constamment nématothallien, est le moins évolué; il est suivi des autres ordres de Florideophycidae, où le thalle est toujours fondamentalement cladothallien.

1. Ce texte a été présenté le 10 septembre 1988 à Lleida (Catalogne, Espagne) au Symposi Internacional de Botanica "Pius Font I Quer".

Source : MNHN, Paris

ABSTRACT - A new phylogenetical scheme is proposed for the Rhodophyceae, especially for the orders presently placed in the sub-class Bangiophycidae. Morphostructural characters and modes of fertile cells formation in the cysts (gametocysts and sporocysts) are emphasized as a support of this hypothesis.

Rhodophycean structures can be assigned to three main types of increasing complexity defined by Chadefaud: the archethallus, lacking in protoplasmic communications, the nematothallus constituted of undifferentiated filaments, and the cladothallus, characterized by the presence of cladomes. Two sorts of bare fertile cells-producing cysts (so the endospores are discarded) are distinguished and named eucysts and metacysts. In the eucysts all the content is converted into several (polyspermic eucysts) or only one (monospermic eucysts) fertile cell. In the metacysts, only a part of the protoplasm is converted into one fertile cell.

On such a basis, a division in three sub-classes is proposed for the Rhodophyceae, in place of the two sub-classes (Bangiophycidae and Florideophycidae) admitted to date. The sub-class Archeorhodophycidae is defined by lacking of nude fertile cells-producing cysts. It is represented by the actual order Porphyridiales, and is supposed to be the origin of the two other sub-classes. The sub-class Metarhodophycidae is defined by the existence of metacysts. It contains the three orders Erythropeltidales (archethallian), Rhodochaetales (nematothallian) and Compsopogonales (cladothallian). They materialize a line of increasing structural evolution. The sub-class Eurhodophycidae is defined by the existence of eucysts. It contains the Bangiales (with polyspermic eucysts) and all the orders of the former sub-class Florideophycidae, all with monospermic eucysts (including the tetrasporocysts whom the fundamentally monospermic nature is demonstrated). The different orders are in a line of progressive structural differenciation parallel to the Metarhodophycidae. The less advanced Bangiales have an archethallian gametophyte and a nematothallian sporophyte; the Acrochaetiales are completely nematothallian and the more advanced orders (Nemaliales and so on) are fundamentally cladothallian.

MOTS CLÉS : thalle, cyste, systématique, évolution, phylogénie, Bangiophycidae, Florideophycidae, Rhodophyceae, Archeorhodophycidae, Eurhodophycidae, Metarhodophycidae.

INTRODUCTION

La classification des Rhodophyceae est, sur bien des points, imparfaite et discutée, en particulier celle des formes les plus simples regroupées dans la sous-classe des Bangiophycidae. La conception systématique de cette dernière est elle-même demeurée instable, le premier traitement qui en a été proposé (Schmitz, 1897) ayant été remanié à plusieurs reprises comme le résume le tableau 1.

Le dernier remaniement en date (Garbary *et al.*, 1980) a le mérite, en appliquant certaines idées de Feldmann (1955, 1967), de proposer une conception claire de l'ordre des Porphyridiales (*sensu* Chapman, 1974) résultant d'une fusion des Porphyridiales selon Skuja (1939) et des Goniotrichales selon Kylin (1956) et, surtout, d'accorder une place importante au caractère très particulier des sporocystes des Erythropeltidaceae, qui forment leurs spores à la suite d'une division du protoplasme selon une cloison courbe, souvent dite "en verre de montre". En conséquence, Garbary *et al.* proposent de détacher la famille des Erythropeltidaceae de l'ordre des Bangiales dans lequel elle était rangée depuis Skuja (1939) et de l'élever au rang d'ordre (Erythropeltidales) tout en lui adjoignant les familles des Boldiaceae et des Compsopogonaceae (cf. Tableau 1).

Les auteurs terminent en exprimant le regret de n'avoir pas pu, plus que leurs prédécesseurs, dégager de cet ensemble des voies phylogénétiques cohérentes.

Source : MNHN, Paris

Skuja 1939	Kylin 1956	Chapman 1974	Garbary et al. 1980
Porphyridiales	**Porphyridiales**	**Porphyridiales**	**Porphyridiales**
Porphyridiaceae	Porphyridiaceae	Porphyridiaceae	Porphyridiaceae
Goniotrichales	**Goniotrichales**	Cyanidiaceae	Phragmonemataceae
Goniotrichaceae	Goniotrichaceae	Goniotrichaceae	**Erythropeltidales**
Phragmonemataceae	Phragmonemataceae	Phragmonemataceae	Erythropeltidaceaeae
Rhodochaetaceae	**Bangiales**	**Bangiales**	Boldiaceae
Bangiales	Erythropeltidaceae	Bangiaceae	Compsopogonaceae
Bangiaceae	Bangiaceae	Erythropeltidaceae	**Bangiales**
Erythropeltidaceae	**Rhodochaetales**	Boldiaceae	Bangiaceae
Compsopogonales	Rhodochaetaceae	**Rhodochaetales**	**Rhodochaetales**
Compsopogonaceae	**Compsopogonales**	Rhodochaetaceae	Rhodochaetaceae
	Compsopogonaceae	**Compsopogonales**	
		Compsopogonaceae	

Tableau I - Principales classifications proposées depuis Schmitz (1897) pour les Bangiophycideae.

Cette préoccupation d'une reconstitution de la phylogénèse, de l'ensemble des Rhodophyceae si possible, ou tout au moins des groupes depuis longtemps considérés comme les plus primitifs, s'est encore manifestée par la suite (Garbary, 1978; Gabrielson *et al.*, 1985), ce dernier travail abordant le problème par la méthode cladistique à partir d'une trentaine de caractères.

Il semble qu'il soit possible de répondre à cette attente, sans recourir à l'emploi de l'ordinateur et en ne se basant que sur un nombre limité de caractères, ceux-ci étant tirés d'une part de la structure des thalles, d'autre part du mode de fonctionnement des cystes, c'est-à-dire des cellules (sporocystes et gamétocystes) dont le rôle est de produire les cellules (spores et gamètes) destinées à la reproduction et à la multiplication (ces cellules seront, pour une raison de commodité, désignées globalement ici sous le nom de "cellules fertiles"). Aussi, dans un premier temps, on précisera ces divers caractères puis on les utilisera ensuite à l'élaboration d'une conception phylogénétique des Rhodophyceae et plus particulièrement de leurs formes les plus archaïques, jusqu'ici rangées dans les Bangiophycidae.

LES CARACTÈRES DE BASE

I. - La structure des thalles

L'**archéthalle** représente le type de thalle le plus simple et vraisemblablement le plus primitif. Il est formé d'un simple paquet de cellules, demeurant juxtaposées ou non, qui s'accroît par des divisions végétatives de celles-ci. Le plus fréquemment la disposition des cellules est aléatoire mais il arrive que certains plans de division soient privilégiés et l'archéthalle présente alors une forme définie, notamment linéaire chez certaines espèces.

Source : MNHN, Paris

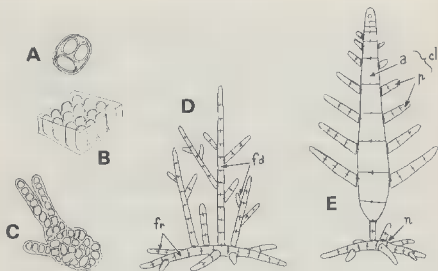


Fig. 1 - Schémas illustrant les types morphostructuraux de Chadefaud. - A, B et C: trois exemples d'archéthalle. - D: nématothalle, avec filaments rampants (fr) et filaments dressés (fd). - E: cladothalle, avec partie basale nématothalienne (n), et cladome (cl) avec axe (a) et pleuridies (pl).

Le **nématothalle** (dénomination qui a remplacé (Chadefaud, 1969) la dénomination primitive de "protothalle" jugée inadéquate) est constitué de filaments bien individualisés et ramifiés en principe, mais sans hiérarchie. Il est le plus souvent hétérotriche (Fritsch, 1942), c'est-à-dire dire qu'il est formé de filaments rampants portant des filaments dressés.

Le **cladothalle** enfin est constitué, en partie au moins, par des cladomes. Dans le cas le plus simple - mais qui peut se compliquer considérablement ensuite - un cladome est un rameau constitué d'un axe à croissance indéfinie portant des rameaux secondaires à croissance définie, les pleuridies.

Il a été montré récemment (Magne, 1988) que les notions d'archéthalle et de nématothalle, insuffisamment définies par Chadefaud, ne sont utilisables qu'à la condition d'admettre que ces deux types de thalles diffèrent par l'absence de communications intercellulaires chez les archéthalles et leur présence, au contraire, chez les nématothalles (ainsi que chez les cladothalles qui dérivent de ces derniers).

En application de ceci, chez les Rhodophyceae où les communications protoplasmiques sont représentées par des synapses, on doit considérer que les espèces dépourvues de synapses, c'est-à-dire les Porphyridiales et les Erythropeltidales, sont de nature archéthallienne. Sont au contraire de nature nématothallienne les Acrochaetiales, toutes filamenteuses et pourvues de

Source : MNHN, Paris

synapses, ainsi que le genre *Rhodochaete* (Rhodochaetales) où la présence de communications (Magne, 1960) a été confirmée (Boillot, 1978; Pueschel & Magne, 1987). Les Bangiales (genres *Bangia* et *Porphyra*) présentent la particularité d'être à la fois archéthalliennes par leur gamétophyte et nématothalliennes par leur sporophyte (*Conchocelis*). Enfin, le reste des Rhodophyceae c'est-à-dire le genre *Compsopogon* et la grande majorité des Florideophycidae) se rattache au type cladothallien. Toutefois chez beaucoup d'entre elles les premiers stades du développement (protonema), ou même leur génération tétrasporophytique, sont de nature encore nématothallienne; quant au carposporophyte, il doit êtrelui aussi considéré comme étant toujours nématothallien, à l'exception peut-être de celui des formes actuellement regroupées dans l'ordre des Palmariales (Guiry & Irvine, 1981), si on suit une interprétation nouvelle (Magne, 1987) du cycle de ces algues.

On doit noter que les différents types structuraux de Chadefaud ne sont pas exclusifs les uns des autres et qu'ils peuvent coexister chez une même espèce. D'autre part, si on adopte l'enchaînement évolutif de ceux-ci, tel qu'il a été défini par Chadefaud - et qui, d'ailleurs, est conforme à l'opinion généralement admise selon laquelle les formes simples des Rhodophyceae sont dans leur ensemble plus primitives que leurs formes plus complexes, - on constate que certaines parties du thalle, et même qu'une partie du cycle, peuvent chez beaucoup d'espèces être parvenues à un stade d'évolution que le reste n'a pas encore atteint. On peut donc dire que les types morphologiques définis ici ne peuvent être retenus que comme des jalons dans le cours d'une évolution (sans perdre de vue la possibilité de régressions éventuelles) et non comme des témoins d'une parenté entre espèces d'un même type. Les marqueurs de la phylogenèse devront être recherchés ailleurs; il semble qu'on puisse en trouver au niveau des organes reproducteurs.

2. - La structure des cystes

Les cystes produisent des "cellules fertiles" (cf. *supra*) - spores ou gamètes - formées de protoplasme nu dépourvu de paroi squelettique rigide; d'autre part, ils présentent toujours une certaine différenciation. En seront ici exclues, comme n'étant pas des cystes véritables, les cellules qui, tout en produisant des cellules fertiles, ne satisfont pas à la fois à ces deux dernières exigences; cette restriction s'applique, d'une part aux "endosporocystes" de certaines Porphyridiales - Phragmonemataceae (des genres *Cyanidium*, *Cyanoderma*, *Phragmonema* et *Rhodospora*) qui produisent des "endospores" revêtues d'une paroi squelettique, d'autre part aux cellules végétatives sans aucune différenciation qui libèrent leur contenu en une spore dépourvue de paroi squelettique ce qui se rencontre chez certaines Porphyridiales, chez *Bangia* et *Porphyra*, et même chez certaines Florideophycidae, où les premiers cas connus ont été décrits par Svedelius chez *Nitophyllum punctatum* (1914) et chez *Scinaia furcellata* (1915).

Chez les Rhodophyceae, les cystes proprement dits correspondent à des organes variés dont les désinences rappellent leurs fonctions respectives. Ainsi, - en négligeant quelques cas particuliers tels que les carpotétrasporocystes, qui nécessiteraient une interprétation particulière qu'on pourra trouver ailleurs (Magne, 1982) - on y rencontre des monosporocystes, produisant des monospores qui se développent en individus identiques à l'individu parental; des

Source : MNHN, Paris

spermatocystes, produisant des spermaties ou gamètes mâles; des oocystes, plus généralement appelés carpogones, contenant invariablement chacun un seul gamète femelle ou oosphère qui par exception n'est pas libéré; des carposporocystes produisant des carpospores; des tétrasporocystes, produisant chacun quatre (ou parfois huit, seize ou trente-deux) tétraspores formées avec méiose; enfin, cas particulier au sporophyte (*Conchocelis*) des Bangiales, des conchosporocystes produisant des conchospores.

Dans une revue des phénomènes de reproduction chez les Bangiophycidae, Drew (1956) a distingué trois types de "spores" (terme équivalent à celui de "cellules fertiles" employé ici) définis par la façon dont celles-ci se forment. Une reprise de l'étude des cystes et de leur fonctionnement, élargie à l'ensemble des Rhodophyceae et en outre bénéficiant d'informations apparues au cours des dernières décennies ainsi que d'observations originales, conduit à retrouver ces trois types mais à en proposer une interprétation quelque peu différente, ainsi qu'on va le voir.

Tout d'abord (voir plus haut), on a été amené à restreindre la notion de cyste, ce qui conduit à en rejeter les "endosporocystes" (que Drew n'avait pas retenus) et les cellules purement végétatives libérant leur contenu (qui correspondent aux "spores de type II" de Drew). Ensuite, il apparait à l'analyse que les cystes des Rhodophyceae - à l'exception des carpogones dont le comportement fondamental reste invariable dans toute la série des algues rouges - fonctionnent selon deux modes différents. Ou bien la totalité de leur protoplasme est convertie en cellules(s) fertile(s); on les appellera cystes à production totale ou mieux eucystes. Ou bien une partie seulement de leur protoplasme est utilisée pour cela; ce sont alors des cystes à production partielle ou métacystes, ils correspondent aux "spores de type I" de Drew.

Les eucystes doivent eux-mêmes être divisés en deux catégories. Ceux de la première catégorie ne forment chacun qu'une seule cellule fertile; pour cette raison, on peut les qualifier d'eucystes monospermes (Figure 2A). Tels sont les monosporocystes, les carposporocystes et les spermatocystes des Florideophycidae ainsi que les conchosporocystes des Bangiales. Il faut y ajouter les tétrasporocystes des Florideophycidae qui, bien qu'ils produisent plusieurs spores, seront considérés ici comme de même essence que les précédents. Ces tétrasporocystes, en effet, ne produisent plusieurs spores que parce qu'ils sont en même temps le siège de la méiose, seule responsable de la multiplicité des spores qui sans cela seraient réduites à une seule par sporocyste. Une preuve indirecte en est fournie par le comportement très curieux des conchosporocystes et des conchospores des *Porphyra*. Ces cystes qui, par leur place dans le cycle de développement, sont l'équivalent fonctionnel des tétrasporocystes, étaient jusque-là considérés comme le site de l'indispensable méiose, des images de prophase hétérotypique y ayant été observées (Migita, 1967; Giraud & Magne, 1968). Or on a montré récemment (Ma & Miura, 1984; Ohme & Miura, 1988) qu'en réalité celle-ci n'y est qu'amorcée; la conchospore produite est libérée en cours de prophase hétérotypique et la méiose s'achève pendant les deux premières divisions de sa germination. Ainsi, lorsque la méiose n'a pas lieu, le cyste qui normalement l'héberge ne produit bien qu'une seule spore.

Les eucystes de la seconde catégorie correspondent aux "spores de type III" de Drew. Ils produisent simultanément plusieurs spores ou gamètes; ce sont donc

Source : MNHN, Paris

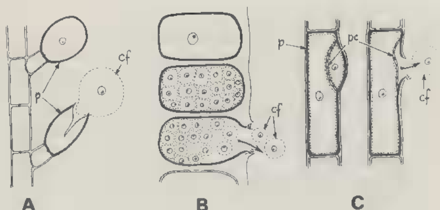


Fig. 2 - Les types de cystes de Rhodophyceae: A: eucystes monospermes (monosporocystes d' *Acrochaetium*); B. eucystes polyspermes (spermatocystes de *Porphyra*), à différents stades de développement; C: métacyste (monosporocyste d' *Erythrotrichia*) interprété selon l'auteur (cf. texte), avant et après libération de la monospore (p: paroi du cyste; c: cyste; n: noyau; pc: paroi de cicatrisation; cf: cellule fertile).

des eucystes polyspermes (Figure 2B). On vient de voir que les tétrasporocystes n'en font pas partie, ni non plus les "endosporocystes" des Porphyridiales. Ils sont représentés uniquement - dans l'état actuel de nos connaissances - par les spermatocystes et les carposporocystes des Bangiales. Les divisions du protoplasme qui conduisent à la formation des cellules fertiles sont des clivages sans élaboration de parois de séparation. Les spermaties ou les carpospores encore enfermées dans leurs cystes n'apparaissent en effet séparées, sur les électronographies dont on dispose, aussi bien chez *Porphyra* (Hawkes, 1976, fig. 15 à 18; Kito, 1978, pl. 36 et 37, fig. 1) et chez *Bangia* (Cole & Sheath, 1980, fig. 18 et 28), que par le mucilage qui les entoure, mucilage analogue à celui qui, chez les Florideophycidae, et dans leurs cystes respectifs, entoure les spermaties (Scott & Dixon, 1973b; Duckett & Peel, 1978), les carpospores (Scott & Dixon, 1973a) et les tétraspores (*id.*; Pueschel, 1979).

Ces organes ne sont donc pas assimilables à un ensemble de cystes monospermes juxtaposés, - ce qui aurait justifié le qualificatif de "parenchymateux" qui leur a parfois été attribué; leur individualité est d'autre part renforcée par la présence d'une enveloppe pariétale néoformée chez les spermatocystes de *Porphyra* (Hawkes, 1978 fig. 2 et 12) et sans doute aussi chez ses carposporocystes comme semble bien le montrer une électronographie (*id.*, fig. 34). Incidemment, ceci étaye l'interprétation, proposée ici pour la première fois, de la signification de la lignée carposporophytique des *Bangia* et des *Porphyra*; celle-ci, qui se résume au carpogone fécondé ayant élaboré en son sein les carpospores, est constituée d'un unique carposporocyste représentant à lui seul la totalité du carposporophyte. On peut noter que le mode de formation des

Source : MNHN, Paris

cellules fertiles de cette catégorie rappelle celui des "endospores" déjà évoquées, par une même aptitude à la division multiple du contenu cellulaire.

On peut penser que les eucystes polyspermes dérivent d'eucystes monospermes chez lesquels se serait établi un processus de division multiple ou, tout aussi bien, que les seconds dérivent des premiers par une perte du pouvoir de division. Toutefois, la présence exclusive d'eucystes monospermes chez les Rhodophyceae considérées comme les plus évoluées, ainsi que celle d'eucystes polyspermes chez des formes - les Bangiales - qui présentent de nombreux caractères archaïques, plaident plutôt en faveur de la seconde hypothèse, qui sera retenue ici.

Les **métacystes**, qui correspondent aux "spores de type I" de Drew, produisent une cellule fertile qui, jusqu'à sa libération, reste incluse dans leur protoplasme dont elle est séparée par une surface courbe "en verre de montre" (Figure 2C). L'exemple qui en est le plus souvent cité est celui des *Erythrotrichia* dont les spores se forment ainsi.

Jusqu'à présent, on a toujours considéré que, dans un tel système, la petite cellule néoformée et dont le contenu constituera ensuite la spore, est le cyste lui-même. Or si c'était réellement le cas, cette cellule devrait avoir été formée à la suite d'une division végétative normale, avec élaboration, selon le mode du "sillon" qui est de règle chez les Rhodophycées, d'une paroi mitoyenne plane et perpendiculaire à l'axe du fuseau de mitose (Figure 3A, 3B et 3C). Au lieu de cela, la surface de séparation est courbe et on peut observer *in vivo* (observations personnelles non publiées, en microscopie optique, sur divers *Erythrotrichia* et sur *Rhodochaete parvula*) que la surface courbe ne comporte pas de paroi squelettique au moment du clivage protoplasmique, cette paroi n'apparaissant qu'ensuite. On est ainsi conduit à rejeter l'interprétation jusqu'ici admise et à en proposer une nouvelle.

Selon celle-ci (Figures 3D, 3E et 3F), le sporocyste est en réalité la plus grande des deux cellules; il produit une seule spore, à la suite d'un clivage inégal du protoplasme, et il n'y consacre qu'une faible partie de celui-ci. La surface de séparation courbe n'est au début que le lieu du contact entre les deux protoplasmes; sa courbure résulte d'un équilibre entre leurs pressions internes respectives et celle de la petite cellule, qui accumule rapidement des substances de réserve, est la plus forte des deux, ce qui détermine le sens de la courbure. La paroi qui apparaît ensuite est une paroi de cicatrisation élaborée par le seul protoplasme de la grande cellule (Figure 3E). Cette interprétation devra, bien entendu, être soumise à l'épreuve de l'étude ultrastructurale. La seule électronographie publiée à ce jour (McBride & Cole, 1971b, fig. 13), où l'orientation du plan de section n'est pas précisée, ne permet en effet pas de conclure. Il n'en reste pas moins que ce type de cyste est foncièrement différent des eucystes, opinion renforcée par le fait que mégacystes et eucystes ne se rencontrent jamais réunis chez une même espèce (à l'exception peut-être de *Smithora naiadum* (Anderson) Hollenberg, dont le cas, encore obscur, sera discuté plus loin). Ce point, auquel il faut attacher une signification phylogénétique profonde, - ce qu'avaient déjà pressenti Garbary *et al.* (1980), - justifie une séparation nette entre organismes à eucystes et organismes à métacystes.

Actuellement, les métacystes ne sont connus que chez les Erythropeltidales et chez les genres *Rhodochaete* et *Compsopogon*.

Source : MNHN, Paris

APPLICATION A UNE PHYLOGÉNIE

L'absence ou la présence de cystes véritables et les caractères de ceux-ci conduisent à délimiter, chez les Rhodophyceae, trois ensembles qui sont ici, en dépit des conclusions de Gabrielson *et al.* (1985), proposés comme autant de sous-classes; toutefois, aucune de celles-ci ne correspond à l'une ou l'autre des sous-classes des Florideophycidae et Bangiophycidae. Cette dernière distinction doit être abandonnée, conclusion qui rejoint celle de Christensen (1980).

Ainsi, on distinguera une série de formes qui, possédant des eucystes, constitueront la sous-classe des Eurhodophycidae, et une autre à métacystes formant celle des Metarhodophycidae. Au sein de chacune d'elles, la structure des thalles permet de distinguer des étapes de complexité croissante montrant que, très vraisemblablement, ces séries ont connu des évolutions parallèles. Enfin, les formes chez qui les cystes - tels qu'ils ont été définis plus haut - semblent bien ne pas exister et dont la structure est toujours remarquablement simple, seront rassemblées dans la sous-classe des Archeorhodophycidae.

Les Archeorhodophycidae, définies par l'absence de cystes véritables, sont vraisemblablement toutes archéthalliennes. Elles comprennent le seul ordre des Porphyridiales tel qu'il a été délimité par Garbary *et al.* (1980). Les formes qu'elles regroupent, et qui renferment notamment les Rhodophyceae unicellulaires, sont toutes de constitution très fruste. C'est là sans doute chez la plupart un signe d'une condition archaïque (mais peut-être aussi, pour certaines, le résultat d'une évolution régressive: Lee, 1974; Chapman & Chapman, 1973). Pour Gabrielson *et al.* (1985), cet ensemble est sans doute polyphylétique. Peut-être recèle-t-il les ancêtres de formes plus complexes; incidemment, l'aptitude à la division répétée du contenu cellulaire que manifestent aussi bien les Bangiales

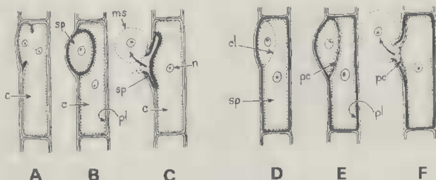


Fig. 3 - Formation des monospores chez *Erythrotrichia*: A, B et C: selon l'opinion classique et D, E et F: selon l'interprétation nouvelle, à trois moments de cette formation (A et D: une mitose produit le noyau de la monospore; B et E: les deux protoplasmes sont séparés par une paroi; C et F: la monospore est libérée). (c: cellule végétative; cl: surface de clivage protoplasmique; ms: monospore; n: noyau; pc: paroi de cicatrisation; pl: plasmalemme; sp: sporocyste).

Source : MNHN, Paris

que les Phragmonemataceae productrices d'"endospores", pourrait être l'indice d'une parenté entre ces deux groupes. Quoi qu'il en soit, les seuls caractères de la morphologie et de la reproduction ne permettent pas d'en appréhender efficacement le contenu et on doit pour cela recourir à des caractères d'ordre infracellulaire et biochimique dont peu nous sont actuellement connus. Garbary *et al.* (1980) ont proposé déjà, en suivant Feldmann (1967), de subdiviser l'ordre des Porphyridiales en deux familles, les Porphyridiaceae et les Phragmonemataceae, caractérisées respectivement par la présence ou non d'un pyrénoïde dans le plaste et par l'existence d'endospores chez les Phragmonemataceae alors que chez les Porphyridiaceae il n'existe que la multiplication par bipartition cellulaire; ils pensent que des caractères tirés des parois et de l'ultrastructure des plastes pourraient aussi permettre d'introduire des divisions. Tout récemment, Hara et Chihara (1988) ont annoncé que l'étude des pigments et de l'ultrastructure plastidiale des divers genres de Rhodophyceae unicellulaires conduit à y caractériser plusieurs ensembles qui auraient valeur d'ordres. On peut donc s'attendre à une nouvelle structuration des Archeorhodophycidae dans un futur proche.

Les **Metarhodophycidae** rassemblent les Rhodophyceae à métacystes. On regroupera donc ici sous ce nom les Compsopogonales (Skuja, 1939), les Rhodochaetales (Skuja, 1939) et les Erythropeltidales, ces dernières telles que définies par Garbary *et al.* (1980) mais réduites aux Erythropeltidaceae (Skuja, 1939) et Boldiaceae (Herndon, 1964), les Compsopogonaceae en étant retirées pour être élevées à nouveau au rang d'ordre. Il faut noter qu'outre la présence de métacystes, ces formes possèdent en commun au moins deux autres caractères. L'un, c'est la structure de leurs synapses, présentes au moins chez *Rhodochaete* (Pueschel & Magne, 1987) et *Compsopogon* (Scott *et al.*, 1988), structure notablement plus simple que chez les autres Rhodophyceae. L'autre, c'est, comme l'ont rappelé Pueschel & Magne (*o.c.*), la présence d'un thylakoïde enveloppant dans les plastes des Boldiaceae, Erythropeltidaceae, Compsopogonaceae et Rhodochaetaceae. Ces formes étant ordinairement considérées comme primitives, les auteurs ci-dessus en ont conclu que la simplicité des synapses était un état archaïque et que la présence d'un thylakoïde enveloppant devait également correspondre à un stade primitif plutôt qu'évolué comme on l'admet généralement. La confrontation de ces caractères à la classification proposée ici conduit à en interpréter autrement la signification phylogénétique. Il semblerait en effet plus indiqué de voir dans la simplicité structurale des synapses de *Rhodochaete* et de *Compsopogon*, plutôt qu'un indice d'archaïsme au sein des Rhodophyceae, la marque d'un type original de structure synaptique. Quant à la présence d'un thylakoïde enveloppant dans les plastes, il conviendrait de lui restituer sa signification de caractère évolué; en particulier, le fait qu'il se rencontre dans le sporophyte des Bangiales et non dans leur gamétophyte (Cole & Conway, 1975) est en accord avec l'opinion exprimée plus bas que le second est parvenu à un stade morphologique plus évolué que le premier. En retour, ces interprétations, si elles se confirment, indiquent que les formes réunies dans les Metarhodophycideae sont, pour une bonne part au moins, parvenues à un degré d'évolution plus avancé que celui qu'on leur a reconnu jusqu'ici.

Les trois ordres dont est composée cette sous-classe constituent une série dans laquelle leur distinction se trouve justifiée par l'état d'évolution de l'appareil

Source : MNHN, Paris

végétatif, qui est archéthallien chez les Erythropeltidales, nématothallien chez les Rhodochaetales et cladothallien chez les Compsopogonales (Chadefaud, 1960, p. 106). L'existence démontrée d'une reproduction sexuée chez *Rhodochaete* (Magne, 1960) semble être la raison qui a poussé Garbary *et al.* (1980) à maintenir les Rhodochaetales éloignées des Erythropeltidales bien que leurs cystes soient de même type; depuis, cet argument est devenu caduc par suite de la confirmation récente de phénomènes sexuels chez deux Erythropeltidales, *Porphyrostromium obscurum* (Berthold) Kormann (= *Erythrotrichia obscura* Berthold) (Kormann, 1987) et *Smithora naiadum* (Hawkes, 1988). Cette dernière espèce pose ici un problème; si, en effet, comme le pense Hollenberg (1959, fig. 4 et 5), les monospores et les spermaties de cette espèce se forment bien à la suite de divisions faisant intervenir des cloisons courbes (donc dans des métacystes), les carpospores (ou supposées telles par Hollenberg: *o.c.*, fig. 2) pourraient être produites dans des cystes d'un autre type, peut-être des eucystes polyspermes. La seule électronographie relative à ce cas, publiée par McBride & Cole (1971a, fig. 2) - qui considèrent ces spores comme des monospores - ne permet pas une interprétation claire de ce phénomène qui doit être réétudié.

Les **Eurhodophycidae** rassemblent les formes à eucystes polyspermes et (ou) monospermes. Elles possèdent en outre en commun, dès qu'elles sont parvenues au stade nématothallien, des appareils synaptiques construits sur un même plan (Pueschel & Cole, 1982). Ce caractère et le fait que les deux types qu'elles présentent dérivent l'un de l'autre, leur confèrent une homogénéité certaine et engagent à les considérer comme une série monophylétique. Le premier terme en est représenté par les Bangiales dont seuls les sporophytes sont parvenus au stade nematothallien; leurs cystes sont les uns polyspermes (carposporocystes et spermatocystes), les autres monospermes (conchosporocystes). Ainsi qu'il a été dit déjà, elles tirent peut-être leur origine de formes comparables aux Phragmonemataceae actuelles.

La suite de la lignée est représentée par l'ensemble correspondant aux ex-Florideophycidae. Ces formes, dont tous les cystes sont de type monosperme, sont seules parmi toutes les Rhodophyceae à présenter des tétrasporocystes et des gamétocystes femelles à l'état de carpogones bien différenciés. Les espèces les plus primitives - et les plus proches des Bangiales - sont rassemblées dans l'ordre des Acrochaetiales. Leur thalle est entièrement et uniquement nématothallien ce qui, entre les Bangiales qui ne le sont encore que partiellement et les ordres suivants dont les représentants sont tous, au moins en principe, parvenus au stade cladomothallien, leur confère un intérêt tout particulier (Garbary, 1978). Proposer un schéma phylogénétique pour les représentants de la fin de cette lignée - qui sont les Rhodophycées les plus évoluées, - exigerait la mise en oeuvre d'autres critères et sort du cadre du présent travail; récemment un essai en a été tenté par la méthode cladistique (Gabrielson & Garbary, 1987).

La proposition qui est faite ici, qui est appuyée sur des caractères d'ordres morphologique et fonctionnel et qui est résumée par la figure 4, distingue chez les Rhodophyceae deux lignées indépendantes ayant évolué parallèlement et issues vraisemblablement d'un troisième groupe aux caractères archaïques. Il reste à voir si cette nouvelle division des Rhodophyceae sera dans l'avenir confirmée par les caractères biochimiques - ceux des pigments en particulier - et par les caractères ultrastructuraux. Présentement, les données dont on dispose actuellement dans les deux domaines de l'ultrastructure et de la chimiotaxinomie,

Source : MNHN, Paris

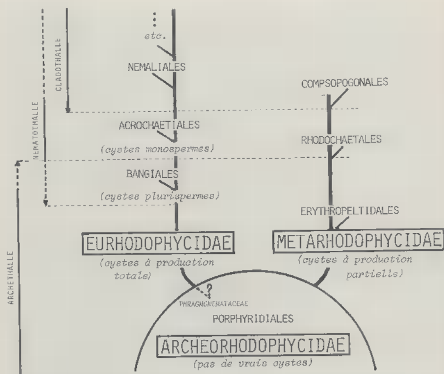


Fig. 4 - Phylogénie des Rhodophyceae.

tels qu'ils ont été passés en revue par Gabrielson & Garbary (1986), ne l'infirment pas.

DIAGNOSES

Sous-classe Archaeorhodophicidae: cystes absents.
Sub-classis Archaeorhodophycidae: cystae absentes.

Sous-classe Eurhodophycidae: cystes dont le contenu se transforme intégralement en une ou plusieurs spores ou en un ou plusieurs gamètes (= eucystes).

Sub-classis Eurhodophycidae: cystae continentia in totum vel in una aut pluribus sporis vel in una aut pluribus gametis mutat (= eucystae).

Sous-classe Metarhodophycidae: cystes dont une partie seulement du contenu se transforme en une spore ou un gamète (= metacystes).

Sub-classis Metarhodophycidae: cystae continentiae una solum pars vel in una spora aut in una gameta mutat (= metacystae).

Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie Monsieur A. Couté pour l'établissement des diagnoses latines, et les deux lecteurs anonymes pour leurs suggestions très appréciées.

BIBLIOGRAPHIE

BOILLOT A., 1978 - Les ponctuations intercellulaires du *Rhodochaete parvula* (Rhodophycée, Bangiophycidée). *Rev. Algol.* n.s. 13: 251-258.

CHADEFAUD M., 1952 - La leçon des algues. *Ann. Biol. (Paris)* 28: 9-25.

CHADEFAUD M., 1960 - Les végétaux non vasculaires, Cryptogamie, *In* CHADEFAUD M. & EMBERGER L.: *Traité de Botanique*, Tome I. Masson, Paris.

CHADEFAUD M., 1969 - La morphologie des végétaux inférieurs: données fondamentales et problèmes. *Bull. Soc. Bot. France, Mémoires* 115: 5-41.

CHAPMAN V.J. & CHAPMAN D.J., 1973 - *The algae*. 2nd ed., MacMillan, Londres.

CHAPMAN D.J., 1974 - Taxonomic status of *Cyanidium caldarium*. The Porphyridiales and Goniotrichales. *Nova Hedwigia* 25: 73-682.

CHRISTENSEN T., 1980 - Algae. A taxonomic survey. *AiO Tryk as, Odense* 216 p.

COLE K. & CONWAY E., 1975 - Phenetic implications of structural features of the perennating phase in the life history of *Porphyra* and *Bangia* (Bangiophyceae, Rhodophyta). *Phycologia* 14: 239-245.

COLE K. & SHEATH R.G., 1980 - Ultrastructural changes in major organelles during spermatial differentiation in *Bangia* (Rhodophyta). *Protoplasma* 102: 253-279.

DREW K.M., 1956 - Reproduction in the Bangiophycidae. *Bot. Rev.* 22: 553-611.

DUCKETT J.G. & PEEL M.C., 1978 - The role of transmission electron microscopy in elucidating the taxonomy and phylogeny of the Rhodophyta. *In* IRVINE D.E.G. & PRICE J.H. (Eds.), *Modern approaches to the taxonomy of red and brown algae*, Academic Press. London, pp. 157-204.

FELDMANN J., 1955 - Un nouveau genre de Protofloridées: *Colacodictyon* nov. gen. *Bull. Soc. Bot. France* 102: 23-28.

FELDMANN J., 1967 - Sur une Bangiophycée endozoique (*Neevea repens* Batters) et ses affinités. *Blumea* 15: 25-29.

FRITSCH F.E., 1942 - Studies in the comparative morphology of the algae, I. Heterotrichy and the juvenile stages. *Ann. Bot. (London)* 6: 397-412.

GABRIELSON P.W., GARBARY D.J. & SCAGEL R.F., 1985 - The nature of the ancestral red alga: inference from a cladistic analysis. *Biosystems* 18: 335-346.

GABRIELSON P.W. & GARBARY D.J., 1986 - Systematics of red algae (Rhodophyta). *CRC Crit. Rev. Plant Sci.* 3: 325-366.

GABRIELSON P.W. & GARBARY D.J., 1987 - A cladistic analysis of Rhodophyta: Floridophycean orders. *Brit. Phycol. J.* 22: 125-138.

GARBARY D.J., 1978 - On the phylogenetic relationships of the Acrochaetiaceae (Rhodophyta). *Brit. Phycol. J.* 13: 247-254.

GARBARY D.J., HANSEN G.I. & SCAGEL R.F., 1980 - A revised classification of the Bangiophyceae. *Nova Hedwigia* 33: 145-166.

GIRAUD A. & MAGNE F., 1968 - La place de la méiose dans le cycle de développement de *Porphyra umbilicalis*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 267 D: 586-588.

Source : MNHN, Paris

GUIRY M.D. & IRVINE D.E.G., 1981 - A critical reassessment of infraordinal classification in the Rhodymeniales. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 8: 106-111.

HARA Y. & CHIHARA M., 1988 - Ultrastructure and systematic relationships in unicellular red algae (Rhodophyta). *Abstr. IIIrd Int. Phyc. Congr.* 17.

HAWKES M.W., 1978 - Sexual reproduction in *Porphyra gardneri* (Bangiales, Rhodophyta). *Phycologia* 17 (3): 329-353.

HAWKES M.W., 1988 - Evidence of sexual reproduction in *Smithora naiadum*. *J. Phycol.* 24 (suppl.): 21.

HERNDON W.R., 1964 - *Boldia*, a new rhodophycean genus. *Amer. J. Bot.* 51: 575-580.

HOLLENBERG G.J., 1959 - *Smithora*, an interesting new algal genus in the Erythropeltidaceae. *Pacific Naturalist* 1: 3-11.

KITO H., 1978 - Cytological studies on the genus *Porphyra*. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.* 39: 29-84.

KORNMANN P., 1987 - Der Lebenszyklus von *Porphyrostromium obscurum* (Bangiophyceae, Rhodophyta). *Helgolander Wiss. Meeresuntersuch.* 41: 27-137.

KYLIN H., 1956 - *Die Gattungen des Rhodophyceen* 673 p. Gleerups, Lund.

LEE R.E., 1974 - Chloroplast structure and starch grain production as phylogenetic indicators in the lower Rhodophyceae. *Brit. Phycol. J.* 9: 291-295.

MA J. & MIURA A., 1984 - Observations of the nuclear division in the conchospores and their germlings in *Porphyra yezoensis*. *Jap. J. Phycol.* 32: 373.

MAGNE F., 1960 - Le *Rhodochaete parvula* (Bangioidée) et sa reproduction sexuée. *Cah. Biol. Mar.* 1: 407-420.

MAGNE F., 1982 - On two new types of life history in the Rhodophyta. *Cryptogamie Algol.* 3: 265-271.

MAGNE F., 1988 - Sur les notions d'archéthalle et de nématothalle. *Cryptogamie, Algol.* 9: 265-271.

McBRIDE D.L. & COLE K., 1971a - Electron microscopic observations on the differentiation and release of monospores in the marine red alga *Smithora naiadum*. *Phycologia* 10: 49-61.

McBRIDE D.L. & COLE K.M., 1971b - Fine structural studies on several Pacific coast representatives of Erythropeltidaceae (Rhodophyceae). *Int. Seaweed Symp.* 7: 159-164.

MIGITA S., 1967 - Cytological studies on *Porphyra yesoensis*. *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.* 24: 55-64.

OHME M. & MIURA A., 1988 - Tetrad analysis in conchospore germlings of *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta, Bangiales). *Plant Science* 57: 135-140.

PUESCHEL C.M., 1979 - Ultrastructure of tetrasporogenesis in *Palmaria palmata*. *J. Phycol.* 15: 409-424.

PUESCHEL C.M. & COLE K.M., 1982 - Rhodophycean pit plugs: an ultrastructural survey with taxonomic implications. *Amer. J. Bot.* 69: 703-

PUESCHEL C.M. & MAGNE F., 1987 - Pit plugs and other ultrastructural features of systematic value in *Rhodochaete parvula* (Rhodophyta). *Cryptogamie, Algol.* [redacted] (3): 201-209.

SCHMITZ F., 1897 - Bangiaceae. *In* ENGLER A. & PRANTL K. *Die naturl. Pflanzenfamilien*.

SCOTT J. & DIXON P.S., 1973a - Ultrastructure of tetrasporogenesis in the marine red alga *Ptilota hypnoides*. *J. Phycol.* 9: 29-46.

Source : MNHN, Paris

SCOTT J. & DIXON P.S., 1973b - Ultrastructure of spermatium liberation in the marine red alga *Ptilota densa*. *J. Phycol.* 9: 85-91.

SCOTT J., THOMAS J. & SAUNDERS B., 1988 - Primary pit connections in *Compsopogon coeruleus* (Compsopogonales, Rhodophyta). *Phycologia* 27: 327-333.

SKUJA H., 1939 - Versuch einer systematischen Einteilung der Bangioideen oder Protoflorideen. *Acta Horti Bot. Univ. Latv.* 11-12: 23-40.

SVEDELIUS N., 1914 - Ueber Sporen an Geschlechtspflanzen von *Nitophyllum punctatum*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 32: 106-116.

SVEDELIUS N., 1915 - Zytologische-entwicklunsgeschichtliche Studien über *Scinaia furcellata*. *Nov. Act. Reg. Soc. Sci. Upsaliensis* ser. IV, 4: 1-55.

Note ajoutée pendant l'impression:

Un article tout nouvellement paru (M.W. Hawkes: Evidence of sexual reproduction in *Smithora naiadum* (Erythropeltidales, Rhodophyta) and its evolutionary significance. *Brit. Phycol. J.* 23: 327-336, 1988) vient, par ses illustrations en microscopie électronique, apporter une confirmation à l'interprétation du fonctionnement des métacystes proposée ci-dessus; les figures qu'il contient (surtout fig. 9 puis 11) montrent que la paroi séparant la cellule fertile (ici une spermatie) du reste du cyste n'apparait qu'après le clivage protoplasmique et est produite uniquement par le protoplasme du cyste.

Source : MNHN, Paris